

Análisis filogeográfico de la variación del ADN cloroplástico y la domesticación del fríjol común (*Phaseolus vulgaris* L.)

María I. Chacón¹, Barbara Pickersgill² y Daniel G. Debouck¹

¹CIAT, A.A 6713, Cali, Colombia, ² School of Plant Sciences, The University of Reading, PO Box 221, Reading, RG6 6AS, UK

Introducción

El fríjol común es una especie cultivada de gran importancia. La especie fue domesticada independientemente hace unos 2,500-4,000 años (1,2) en las montañas de Mesoamérica y Suramérica donde su pariente silvestre se distribuye ampliamente. Existen 7 razas de cultivados (3,4), 4 en Mesoamérica y 3 en los Andes, y se desconoce si éstas se formaron a partir de una o varias domesticaciones en cada región. Los procesos que influyeron en la actual distribución del fríjol silvestre tampoco se conocen. El estudio de estos procesos es de particular interés ya que Mesoamérica y Suramérica estuvieron separadas por varios millones de años y la especie solo pudo migrar de una región a otra cuando el Istmo de Panamá se formó hace unos 2.4 millones de años (5). Se desconoce también si los humanos han jugado un papel importante en la dispersión del fríjol silvestre. En esta investigación, un estudio de la variación del ADN del cloroplasto se llevó a cabo en fríjol común silvestre y cultivado. Posteriormente, se condujo un estudio filogeográfico y de domesticación con el fin de entender mejor la historia evolutiva de esta especie tanto en su estado natural como cultivado.

Materiales y Métodos

158 muestras silvestres y 165 cultivadas, incluyendo las 4 razas mesoamericanas y las tres razas andinas (3,4) fueron estudiadas. Los intrones de los genes *ndhA*, *rpl16* y *trnL* y los espaciadores intergénicos *accD-psaI*, *trnL-trnF*, *trnT-trnL* y *rps14-psaB* se analizaron por secuenciamiento y PCR-RFLPs. Las muestras que diferían al menos en un polimorfismo fueron consideradas como haplotipos (Hps) diferentes. Para el análisis filogeográfico se usó el método de Templeton y *col.* (6,7,8). En este análisis primero se construye una red conectando los Hps y después éstos se agrupan en una serie jerarquizada o anidada de clados o grupos (fig a). Luego las distancias D_c (la dispersión geográfica de los miembros de un Hp o clado) y D_n (la dispersión geográfica de los miembros de un Hp o clado con respecto al centro geográfico del clado en el cual está anidado) se calculan. D_c y D_n de los Hps o clados derivados (de origen más reciente y conectados a un solo Hp o clado en la red) se comparan con D_c y D_n de los Hps o clados ancestrales (más antiguos e internos en la red) dentro de cada clado. Los patrones esperados para D_c y D_n bajo el modelo poblacional de flujo génico restringido y bajo los modelos históricos de expansión y fragmentación del rango geográfico han sido determinados por Templeton y *col.* (8). Con base en estas predicciones, Templeton y *col.* (8) desarrollaron una clave para interpretar los resultados e inferir los diversos eventos demográficos la cual fue usada en este estudio.

Referencias

1. Gepts, P., Osborn, T. C., Rashka, K. & Bliss, F. A. (1986) *Economic Botany* **40**, 451-468.
2. Kaplan, L. & Lynch, T. F. (1999) *Economic Botany* **53**, 261-272.
3. Singh, S. P., Gepts, P. & Debouck, D. G. (1991) *Economic Botany* **45**, 379-396.
4. Beebe, S., Skroch, P. W., Tohme, J., Duque, M. C., Pedraza, F. & Nienhuis, J. (2000) *Crop Science* **40**, 264-273.
5. Rich, P. V. & Rich, T. H. (1983) in *Costa Rican natural history*, ed. Janzen, D. H. (The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA), pp. 12-34.
6. Templeton, A. R., Boerwinkle, E. & Sing, C. F. (1987) *Genetics* **117**, 343-351.
7. Templeton, A. R., Crandall, K. A. & Sing, C. F. (1992) *Genetics* **132**, 619-633.
8. Templeton, A. R., Routman, E. & Phillips, C. A. (1995) *Genetics* **140**, 767-782.
9. Gentry, A. H. (1982) *Annals of the Missouri Botanic Gardens* **69**, 557-593.
10. Coates, A. G. (1997) in *Central America: a natural and cultural history*, ed. Coates, A. G. (Yale University Press), pp. 1-37.
11. Simpson, B. B. (1975) *Paleobiology* **1**, 273-294.
12. Toro, O., Tohme, J. & Debouck, D. G. (1990) *Wild bean (Phaseolus vulgaris L.): description and distribution* (Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia).
13. Beebe, S., Rengifo, J., Gaitán, E., Duque, M. C. & Tohme, J. (2001) *Crop Science* **41**, 854-862.

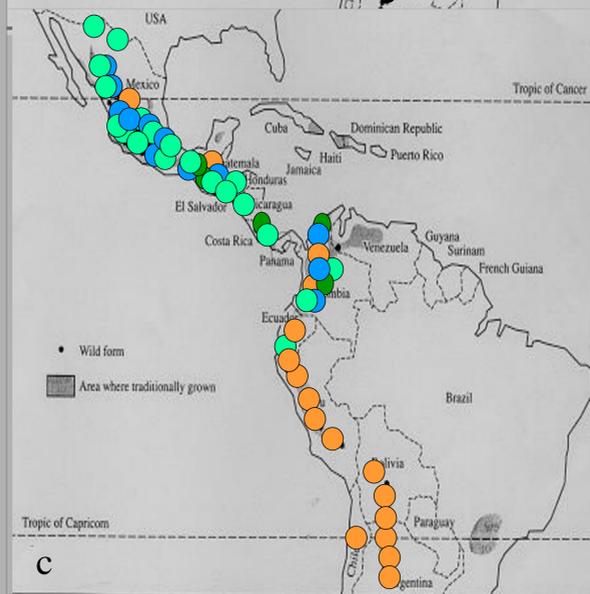
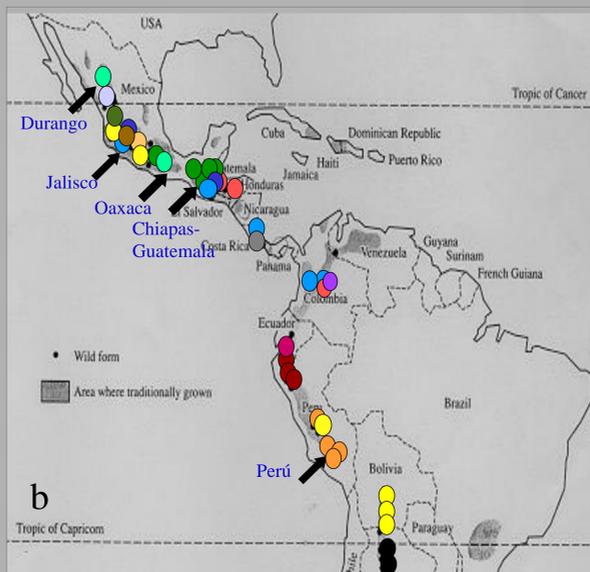
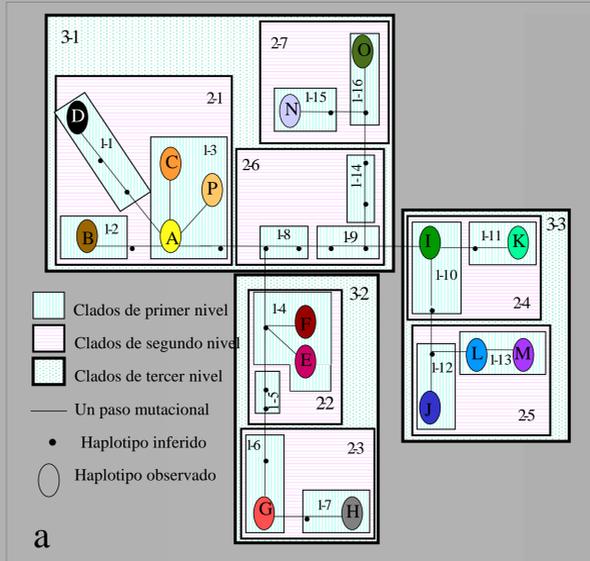


Fig a. Red de haplotipos (Hps) y diseño anidado. Los 16 Hps observados (A-P) se muestran en círculos de colores. 19 Hps ancestrales (puntos negros internos en la red) se infirieron con el fin de conectar los Hps observados por medio de pasos mutacionales simples. Los Hps observados ancestrales son A, G, I y L, los demás Hps observados son derivados (ocurren al final de las ramas de la red). Los clados se enumeraron de 1-1 a 3-3 de acuerdo a su nivel de jerarquía desde el más bajo hasta el más alto.

Fig b. Distribución geográfica de los Hps silvestres. Las flechas indican posibles centros de domesticación (comparar con fig c.). Los colores de los Hps son los mismos que en la fig a.

Fig c. Distribución geográfica de los Hps cultivados. Hp K está asociado con las razas Mesoamérica y Durango propias de México y Centroamérica, Hp L con la raza Jalisco propia del centro de México, Hp I con la raza Guatemala que es común en el sur de México y Guatemala y Hp C con las razas andinas Nueva Granada, Perú y Chile que se distribuyen a lo largo de los Andes.

Resultados y discusión

Historia evolutiva del fríjol común silvestre.

Tres eventos demográficos en la historia natural de la especie fueron inferidos. Primero, flujo génico restringido (inferido en el clado 3-1 y los clados 1-3, 2-1 y 2-7 anidados en éste) parece haber tenido lugar a través de todo el rango geográfico. Este resultado es de esperarse en una especie como *P. vulgaris* con un mecanismo de dispersión de la semilla a corta distancia y con cloroplastos heredados maternalmente. Sin embargo, la singular distribución del Hp A (fig b) no puede ser explicada bajo este modelo. Un mayor muestreo, especialmente en Centroamérica y norte de Suramérica, podría ayudar a establecer mejor las causas de su amplia distribución. Segundo, un evento de expansión continua del rango geográfico se infirió principalmente en Mesoamérica (clado 3-3 y los clados 2-4 y 2-5 anidados en éste). La expansión del rango desde el área ancestral (sur de México y Guatemala: Hp I) hacia el área colonizada (norte y centro de México: Hps J, K y L, y Centroamérica y Colombia: hp L y M) se dió a través de áreas que actualmente son bajas y húmedas (Istmos de Tehuantepec y Panamá) y no propicias para esta especie. La migración de *P. vulgaris* a través de estas áreas ocurrió probablemente en épocas glaciales en las cuales estos istmos presentaron climas más secos y fríos (9). Alternativamente, la dispersión por humanos del Hp L hacia Colombia es posible debido a que este Hp se presenta también en el fríjol cultivado (fig c). Finalmente, un evento de expansión continua del rango geográfico en el clado 3-2 desde el norte de los Andes (Hps E y F) hacia Centroamérica (Hps G y H) a través del Istmo de Panamá tomó lugar. Este evento pudo igualmente haberse dado en épocas glaciales. Los haplotipos inferidos (faltantes en la muestra o extintos) en el clado 3-2 indican que este clado pudo alternativamente haber sufrido fragmentación de su rango geográfico debido a la reciente y compleja historia geológica del sur de Centroamérica y de los Andes (10,11).

Domesticación del fríjol común.

El fríjol cultivado presenta menos Hps que el fríjol silvestre (figs b,c) tal vez como resultado de efectos fundadores asociados con la domesticación. Cada raza de los cultivados estuvo generalmente asociada con un solo Hp (leyenda de fig c). Estos resultados junto con datos de tipos de faseolina y de RAPDs (4,12) sugieren que cada raza mesoamericana se originó a partir de un evento de domesticación separado y, que por el contrario, hubo una sola domesticación en los Andes con posterior diversificación en razas. La raza Mesoamérica probablemente se domesticó en Oaxaca, la raza Durango en Durango, la raza Jalisco en Jalisco, la raza Guatemala en el área Chiapas-Guatemala y las razas andinas en el sur del Perú. Recientes estudios han sugerido también un solo evento en los Andes (13). Colombia es un punto de encuentro de las diferentes razas las cuales fueron dispersadas por los humanos desde sus centros de domesticación (fig c).